

16. Павленко В. Б. О взаимодействии процессов возбуждения и торможения в нейронах теменной ассоциативной коры: Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Киев. 1983.—16 с.
17. Полякова А. Г. Некоторые аспекты проблемы морфо-функциональной иерархии корковых структур мозга.— Успехи физиол. наук, 1975, 6, № 2, с. 30—55.
18. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.— Киев: Наук. думка, 1977.—216 с.
19. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса.— Киев: Наук. думка, 1980.—260 с.
20. Фессар А. Анализ замыкания временных связей на уровне нейронов.— В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М.: Медицина, 1962, с. 147—173.
21. Хоревин В. И. Реакции нейронов крупноклеточной части медиального коленчатого тела на звуковые и соматосенсорные раздражения.— Нейрофизиология, 1978, 10, № 2, с. 133—141.
22. Шабан В. М. Реакции нейронов переднего отдела супрасильвиевой извилины на периферические раздражения различных модальностей.— Там же, 1972, 4, № 4, с. 368—374.
23. Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы.— Л.: Наука, 1969.— 391 с.
24. Amassian V. Studies on organisation of a somesthetic association area including a single unit analysis.— J. Neurophysiol., 1954, 17, N 1, p. 39—58.
25. Andersen P., Eccles J. Inhibitory phasing of neuronal discharge.— Nature, 1962, 196, N 4855, p. 645—647.
26. Andersen P., Eccles J., Sears T. The ventrobasal complex of the thalamus: types of cells, their responses and their functional organization.— J. Physiol., 1964, 174, N 3, p. 370—399.
27. Dubner R., Rutledge L. Recording and analysis of converging input upon neurons in cat association cortex.— J. Neurophysiol., 1964, 27, N 4, p. 620—634.
28. Dubner R., Rutledge L. Intracellular recording of the convergence of input upon neurons in cat association cortex.— Exp. Neurol., 1965, 12, N 4, p. 349—369.
29. Hotta T., Kameda K. Interaction between somatic and visual or auditory responses in the thalamus of the cat.— Exp. Neurol., 1963, 8, N 1, p. 1—13.

Донец. мед. ин-т

Поступила 03.05.84

УДК 612.825

В. Д. Тараненко, К. Кашайова

РЕАКЦИИ ТОРМОЖЕНИЯ НЕЙРОНОВ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОЛОСКИ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ МОЗГА КОШКИ (ПОЛЕ 5) НА ВНУТРИКОРКОВОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ

Афферентная импульсация, активируя как возбуждающие, так и тормозящие нейроны коры, обеспечивает сложный характер внутрикоркового межнейронного взаимодействия [1—6, 12, 14, 15]. Нейронная изоляция полосы коры позволяет исключить все, в том числе и случайные неуправляемые афферентные посылки и исследовать различные реакции нейронов коры при нанесении искусственных строго контролируемых раздражений.

Исследования реакций нейронов методом внеклеточных отведений, проведенные нами на остро изолированной полоске ассоциативной коры (поле 5) [8], показали, что на внутрикорковое раздражение (ВКР) отвечали импульсными реакциями нейроны всех слоев. Распределение реагирующих нейронов по глубине полосы было неравномерным и зависело от расстояния между отводящим и раздражающим электродами. Большая часть нейронов реагировала на ВКР моно- и дисинаптически.

Участие тормозящих нейронов в формировании корковых нейронных цепей, показано достаточно убедительно [1—7, 12]. Однако почти не выяснены особенности развития реакций торможения в различных корковых зонах, в том числе и в теменной ассоциативной коре. В настоящей работе приводятся данные о результатах внутриклеточных ис-

следований тормозных реакций нейронов остро изолированной полоски теменной ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) на внутрикорковое электрическое раздражение.

Методика. Опыты выполнены на 18 взрослых кошках, у которых осуществили полную нейронную изоляцию участка теменной ассоциативной коры с сохранением пиального кровообращения. Методика изоляции полоски коры и проведения эксперимента описаны ранее [8—11].

Подготовительные операции проводили под нембуталовым наркозом (25—30 мг/кг, внутривенно). К изучению реакций нейронов приступали через 6—8 ч после введения наркоза. В ходе опыта животных обездвигивали внутривенным введением тубокурарина.

Внутрикорковое раздражение производили монополярно одиночными прямоугольными толчками электрического тока, продолжительностью 0,1—0,2 мс, силой 200—600 мкА. В качестве раздражающего электрода использовали нихромовую проволоку диаметром 100 мкм, изолированную по всей длине кроме торца. Кончик раздражающего электрода располагали в изолированной полоске коры на глубине 1,5 мм. Реакции нейронов отводили стеклянными микроэлектродами с сопротивлением 20—30 МОм и диаметром кончика около 1 мкм, заполненным 2,5 М раствором цитрата калия. Для усиления отводимых потенциалов нейронов использовали усилители постоянного тока.

Реакции нейронов на ВКР отводили при расстоянии между точками введения в полоску раздражающего и отводящего электродов 0,5; 1,0; 2,0; 3,0 мм. Глубину расположения реагирующих нейронов определяли по индикатору микроманипулятора. Полноту изоляции полоски коры контролировали на гистологических срезах. Для установления толщины слоев полоски использовали препараты, окрашенные по методу Ниссля.

Результаты Внутриклеточно отведены реакции 647 нейронов остроизолированной полоски поля 5 коры мозга кошки на ВКР. В эту группу включены нейроны, мембранный потенциал которых составил не менее 30 мВ (максимальная величина мембранного потенциала нейронов в наших опытах — 62 мВ). Продолжительность жизни исследованных нейронов варьировала от 30 с до 30 мин.

Исследованные нейроны реагировали на ВКР различными типами ответов, как это было отмечено и при внутриклеточном отведении реакций нейронов изолированной полоски слуховой коры [7]. Подавляющее большинство нейронов (73,4 %) реагировали на ВКР первичными ТПСР.

Первичные ТПСР нейронов изолированной полоски при расстоянии между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов 0,5 мм. На таком расстоянии от области ВКР зарегистрированы реакции 161 нейрона. Из них 116 клеток (72 %) реагировали на ВКР первичными ТПСР.

В этой серии нейроны, реагировавшие на ВКР, обнаружены на глубине более 130 мкм. Отмечено выраженное преобладание тормозившихся нейронов на уровне III слоя, где они составили 31,1 %. В IV—V слоях тормозившихся нейронов было в два раза меньше, чем в III слое, и распределены они относительно равномерно. Тем не менее можно выделить два уровня с небольшим преобладанием реагирующих нейронов — 0,8—0,9 мм и 1,2—1,3 мм (рис. 1, А, а, в). В самом широком, VI слое реагирующих нейронов было почти столько же, сколько в III слое, но плотность их расположения здесь значительно меньше. Больше всего тормозившихся нейронов (14,7 %) обнаружено в верхней части этого слоя — 1,3—1,6 мм (рис. 1, А, а, в).

Первичные ТПСР генерировались со скрытым периодом 0,8—8,0 мс (рис. 1, А, а, б). Со скрытым периодом до 1 мс реагировало 8,6 % клеток; еще у девяти нейронов (7,8 %) скрытый период ТПСР составлял 1,2 мс. В соответствии с данными литературы [3, 16], эти ТПСР (16,4 %) отнесены к моносинаптическим ответам, так как они, судя по скрытым периодам, могли возникать только при прямом раздражении сомы или аксонов тормозящих нейронов. Необходимо отме-

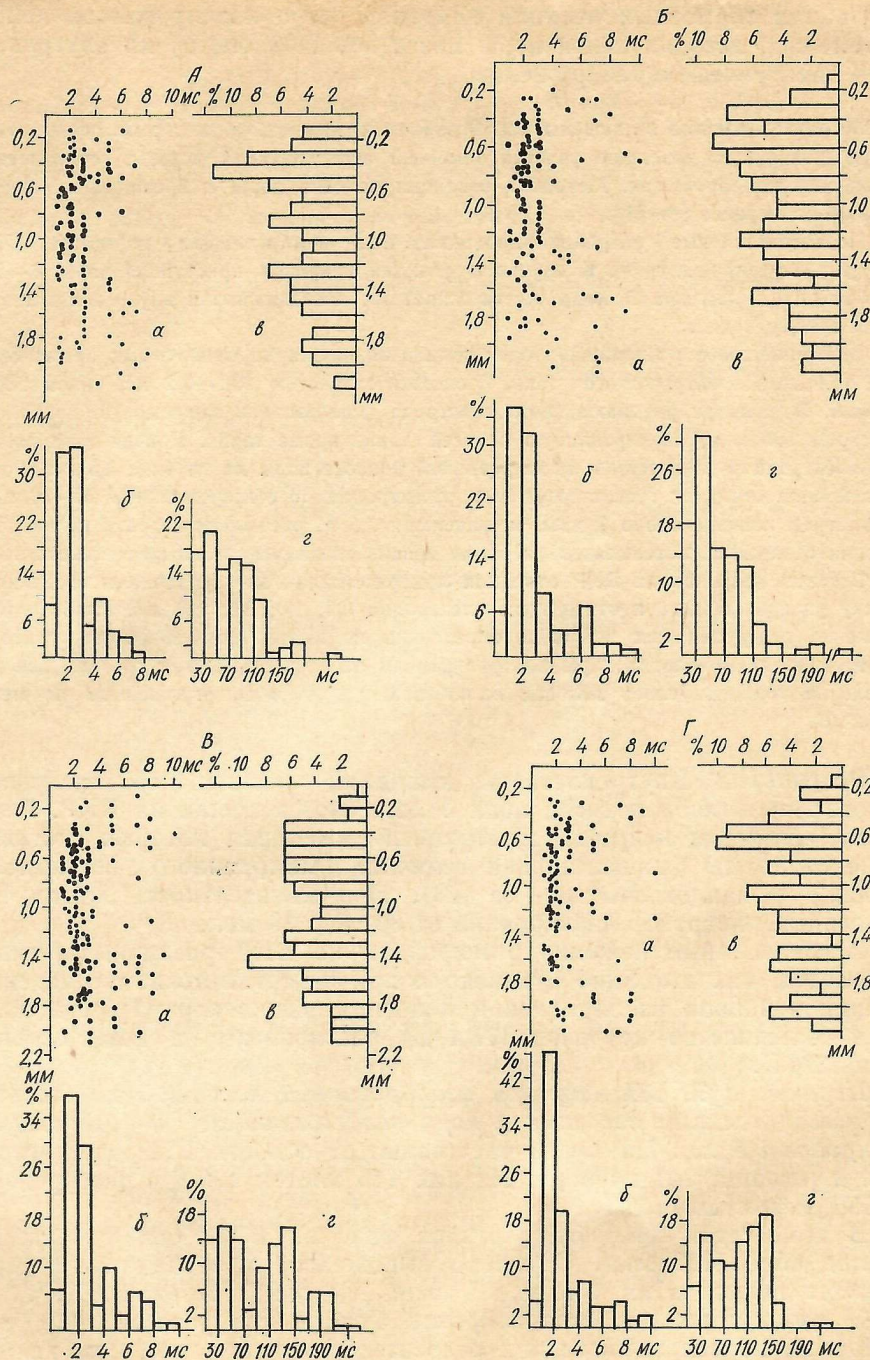


Рис. 1. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР первичными ТПСР, по скрытым периодам их реакций, продолжительности ТПСР и глубине расположения в изолированной полоске ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) при расстоянии между отводящим и раздражающим электродами 0,5 (А), 1,0 (Б), 2,0 (В), и 3,0 мм (Г). α — корреляционное поле реагирующих нейронов по глубине расположения и скрытому периоду их реакции. Точками обозначены реагирующие нейроны. По горизонтали — время (мс), по вертикали — глубина (мм); δ — гистограмма скрытых периодов. По горизонтали — время (мс), по вертикали — количество нейронов (%); з — гистограмма распределения этих же нейронов по глубине расположения. По горизонтали — количество нейронов (%), по вертикали — глубина (мм); з — гистограмма распределения нейронов по продолжительности ТПСР. По горизонтали — время (мс), по вертикали — количество нейронов (%).

тить, что, как правило, на восходящую часть ТПСР накладывались дополнительные гиперполяризационные колебания. Это свидетельствует о том, что, кроме начальных моносинаптических тормозящих влияний, к исследуемым нейронам поступили импульсы, имевшие ди- и полисинаптическое происхождение. Более половины моносинаптических ТПСР зарегистрировано на уровне V слоя, т. е. вблизи места приложения ВКР. Остальные моносинаптические ответы — это реакции нейронов III, IV и VI слоев.

Со скрытым периодом 1,5—3,0 мс реагировали 60,9 % нейронов. Значительная их часть располагалась на уровне III слоя (15 %), несколько меньше — в IV и VI слоях (по 9,3 %). Нейроны, реагировавшие на ВКР торможением со скрытым периодом 3,5—8,0 мс (25,3 %), обнаружены в основном во II—III и VI слоях (рис. 1, А, а). Максимальный скрытый период ТПСР, который отмечен только у одного нейрона VI слоя, составлял 8 мс.

Продолжительность ТПСР варьировала у разных нейронов от 15 до 250 мс, в большей части — 30—110 мс (рис. 1, А, з). Амплитуда ТПСР составляла в среднем 7,5 мВ.

Первичные ТПСР нейронов изолированной полоски при расстоянии между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов 1,0 мм. На расстоянии 1 мм от области ВКР отведены внутриклеточно реакции 160 нейронов. 114 из них реагировали на раздражение первичными ТПСР, что составило 71,3 %, т. е. почти столько же, как и в предыдущей серии. 46 нейронов отвечали на ВКР начальным возбуждением.

У семи нейронов первичные ТПСР возникали со скрытым периодом до 1 мс (рис. 1, Б, а, б). Понять из этих нейронов расположены в V и VI слоях, и по одному нейрону — в III и IV слоях, т. е. все нейроны, отвечавшие моносинаптическим ТПСР, локализовались в нижней части изолированной полоски.

Со скрытым периодом 1,5—3,0 мс возникали ТПСР у 66,7 % нейронов. Тормозные ответы с таким скрытым периодом преобладали в III слое — 29,9 % (рис. 1, Б, а).

Со скрытым периодом более 3 мс реагировали 27,3 % нейронов. Это несколько больше, чем на расстоянии 0,5 мм от точки ВКР. Как и в первой серии, такие нейроны преобладали в VI, а также II и III слоях (рис. 1, Б, а). Максимальный скрытый период ТПСР в этой серии ответов составил 10 мс, причем более половины полисинаптических ТПСР зарегистрировано в VI слое.

Продолжительность и средняя амплитуда зарегистрированных ТПСР была такой же, как и в предыдущей серии (рис. 1, Б, з).

Первичные ТПСР нейронов изолированной полоски при расстоянии между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов 2,0 мм.

Из 182 нейронов, исследованных в этой серии, первичными ТПСР на ВКР реагировали 137 нервных клеток (75,3 %). Они преимущественно локализовались в III слое (26,4 %), где распределялись равномерно. В IV и V слоях распределение нейронов, реагировавших первичными ТПСР, было неравномерным.

В верхней части VI слоя зарегистрировано намного больше первичных ТПСР (24,8 %), что на 10 % превышает число реакций на этой глубине в первой серии опытов, и более чем в два раза — во второй серии (рис. 1, В).

Как видно на рис. 1, В, а, в, нейроны, реагировавшие на ВКР первичными ТПСР при расстоянии между отводящим и раздражающим электродами 2 мм, образуют по глубине полоски два максимума: первый — на уровне III и верхней части IV слоя — 38,8 %, и второй — на уровне нижней части V и верхней половины IV слоя — 36,5 %.

Моносинаптически, со скрытым периодом до 1 мс, реагировали 6,6 % нейронов. Они обнаружены в III, IV и VI слоях. Со скрытым периодом ответа 1,5—3,0 мс реагировали 66,6 % нейронов. 26,8 %

нервных клеток отвечали на ВКР полисинаптически — скрытый период их ТПСП превышал 3 мс. Максимальный скрытый период реакции составил 10 мс.

Продолжительность ТПСП существенных изменений по сравнению с предыдущими сериями не претерпела (рис. 1, В, г). Незначительно уменьшилось среднее значение амплитуды ТПСП.

Первичные ТПСП нейронов изолированной полоски коры при расстоянии между точками введения в кору раздражающего и отводящего электродов 3,0 мм.

Из 144 нейронов, ответы которых зарегистрированы внутриклеточно при таком расстоянии между электродами, 118 реагировали первичными ТПСП. Из них 4,2 % нервных клеток отвечали на ВКР со скрытым периодом реакций 1 мс, т. е. моносинаптически, 66,1 % — со скрытым периодом — 1,1 — 3 мс и 29,7 % — со скрытым периодом более 3 мс. Минимальный скрытый период составил 1,0 мс, а максимальный — 10 мс (рис. 1, Г, а, б).

Моносинаптические ответы генерировали два нейрона в IV и три нейрона в VI слое. Дисинаптически реагировавшие нейроны (скрытый период ответов 1,6—3,0 мс) обнаружены в III и VI слоях в одинаковом количестве (17,4 %). Несколько меньше дисинаптических ТПСП зарегистрировано в V (11,1 %) и IV (8,3 %) слоях. Как и в предыдущих сериях, в I и II слоях нейронов, реагировавших первичными ТПСП с разным скрытым периодом, в том числе и дисинаптически, обнаружено незначительное их количество.

Полисинаптические тормозные ответы на ВКР генерировали нервные клетки II, V и VI слоев.

Особенностью этой серии явилось наличие полисинаптических ответов у нейронов V слоя; в VI слое полисинаптические ответы были характерны для нейронов нижней его части.

Распределение по глубине полоски нейронов, реагировавших первичными ТПСП, представлено на рис. 1, Г, а, в. Здесь, как и в других сериях, они преобладали в III слое (27 %). Второй максимум приходился на V слой (19,6 %); в VI слое можно выделить два места с более высокой плотностью реагировавших нейронов: на уровне 1,5—1,8 мм (15,3 %) и 1,9—2,2 мм (12,6 %).

Амплитуда первичных ТПСП составляла в среднем 5,6 мВ, т. е. оказалась наименьшей по сравнению с первыми тремя сериями опытов. Продолжительность ТПСП варьировала от 10 до 230 мс, но для большинства реакций она составляла 30—150 мс, что было характерным и при меньших расстояниях между отводящим и раздражающим электродами (рис. 1, Г, г).

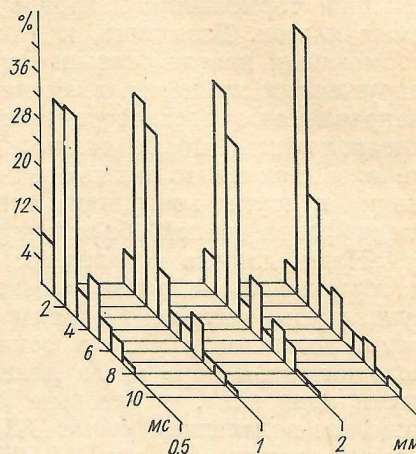
Обсуждение результатов. Результаты наших исследований показали, что в остро изолированной полоске теменной ассоциативной коры мозга кошки преобладающим типом реакций на ВКР являются первичные ТПСП. Эти данные, а также результаты, полученные нами в опытах на изолированной полоске слуховой коры [7], свидетельствуют о том, что вовлечение большей части корковых нейронов в тормозные процессы при прямом раздражении и, возможно, при поступлении афферентной импульсации является общей закономерностью функциональной организации неокортекса. Об этом свидетельствуют и данные ряда авторов, полученные в опытах при прямом раздражении интактной коры [3, 6, 12, 16].

Наличие моносинаптически возникавших ТПСП на расстоянии 3 мм от места нанесения раздражения указывает, по нашему мнению, на значительную протяженность и разветвленность аксонов тормозящих нейронов в ассоциативной коре мозга кошки. Тот факт, что во всех четырех сериях подавляющее большинство моносинаптических ответов зарегистрировано от нейронов IV—VI слоев, свидетельствует о преимущественно горизонтальном распространении аксонов прямо возбуждавшихся тормозных нейронов. Эти аксоны посылают коллатерали к нейронам V—VI слоев.

Подавляющее преобладание во всех четырех сериях первичных ТПСП, возникавших после 1—2 синаптических переключений (73,2 %), свидетельствует о том, что торможение возникает прежде всего как фактор, ограничивающий генерализованное распространение возбуждения.

Распределение по глубине полоски первичных ТПСП, особенно дисинаптических, показывает, что первичным торможением охватываются в большей степени нейроны III слоя. Если учесть, что в III слое

Рис. 2. Гистограмма распределения нейронов, реагирующих на ВКР первичными ТПСП, по скрытым периодам и при расстоянии между точками введения в изолированную полоску коры отводящего и раздражающего электродов 0,5; 1,0; 0,2 и 3,0 мм. По горизонтали — скрытый период (мс); по вертикали — количество нейронов (%).



нами обнаружено также наибольшее, по сравнению с другими слоями, количество импульсных реакций на ВКР [8, 9], то можно предположить, что в ассоциативной коре, несмотря на распределение афферентных волокон по всей глубине, поступающая информация адресуется прежде всего к нейронам III слоя, где ее влияние проявляется в виде реакций возбуждения и торможения.

Можно также предположить, что нервные клетки III слоя играют ведущую роль в обеспечении внутрикорковой интегративной функции в ассоциативных зонах коры мозга кошки.

Если сравнить гистограммы распределения нейронов, реагирующих на ВКР первичными ТПСП, по скрытым периодам их реакций в четырех сериях опытов (рис. 2), обнаруживается, что с удалением от места нанесения раздражения возрастало число нейронов, у которых скрытый период ТПСП составлял 1,5—2,0 мс. Это происходило за счет уменьшения количества нервных клеток, генерировавших ТПСП со скрытым периодом 2,1—3,0 мс. Обе группы нейронов, если судить по продолжительности скрытых периодов ТПСП, тормозились, по-видимому, дисинаптически. Обнаруженный, на первый взгляд странный, факт можно объяснить тем, что нервные импульсы в коре мозга распространяются по коллатералям афферентных волокон и аксонов интернейронов разного диаметра и, следовательно, с неодинаковой скоростью. Вблизи места нанесения раздражения возбуждение тормозящих нейронов осуществлялось одинаково эффективно импульсами, распространяющимися как по быстро-, так и по медленнопроводящим волокнам. С увеличением расстояния до 2—3 мм от места нанесения раздражения эффективность передачи влияний по очень тонким коллатералям значительно снижается из-за уменьшения гарантийного фактора в точках коллатеральных ветвлений.

Обращает на себя внимание тот факт, что начало развития первичных ТПСП в исследуемом объеме ассоциативной коры заканчивалось в течение 8—10 мс после нанесения раздражения. В слуховой коре этот процесс завершался также через 8—10 мс после нанесения ВКР [7]. Ранее [8, 9] нами было показано, что процесс начального возбуждения развивался в таком же объеме ассоциативной коры в течение 25—27 мс. Причем в этот процесс со скрытым периодом более

10 мс вовлекалось около 8 % реагиовавших нейронов. Примерно такие же результаты были получены в опытах на изолированной полоске слуховой коры мозга кошки [10, 11] и на интактной коре [3, 6]. Трудно представить, чтобы нейроны, возбуждавшиеся со скрытым периодом более 8—10 мс, не посылали импульсов к тормозящим нейронам. Отсутствие первичных ТПСП со скрытым периодом более 8—10 мс может быть обусловлено тем, что возбуждающие влияния на тормозящие нейроны становятся неэффективными, либо, наоборот, влияния тормозящих нейронов недостаточны для блокады возбуждаемых клеток. Возможно, к этому времени подавляющее большинство тормозящих клеток оказывается заторможенным. В любом случае обнаруженный нами механизм представляется чрезвычайно важным для направленного распространения возбуждения в коре мозга. Можно предположить, что по таким длинным нейронным цепям, на которые не оказываются тормозные влияния, осуществляется передача информации в другие зоны коры или к относительно удаленным популяциям нейронов данной области коры.

Наши данные показывают, что первичные процессы возбуждения и торможения нейронов в ответ на внутрикорковое раздражение, по сути, строго регламентированы во времени, и характер этой регламентации одинаков в разных зонах неокортекса. И в слуховой [7], и в ассоциативной коре мозга длина локальных нейронных цепей практически одинакова, и развитие процесса возбуждения, не сопровождающегося появлением новых ТПСП, обусловленных этим же раздражением, продолжается еще 14—15 мс после наиболее позднего вовлечения нейронов в процесс первичного торможения.

Таким образом, полученные в настоящем исследовании и опубликованные нами ранее [7—11] результаты свидетельствуют о наличии общих закономерностей структурно-функциональной организации различных зон коры мозга. Такие общие принципы структурно-функциональной организации присущи, по-видимому, всем неокортикальным областям и обуславливают фундаментальное сходство между ними [13].

Наличие на первичных ТПСП дополнительных гиперполяризационных колебаний, вызванных поступлением ди- и полисинаптических тормозных сигналов к исследуемому нейрону, указывает на то, что тормозящие импульсы могут поступать к нервным клеткам в изолированной полоске коры по разным внутрикорковым нейронным цепям.

V. D. Taranenko, K. Kashayova

NEURONAL INHIBITORY RESPONSES TO INTRACORTICAL STIMULATION IN ISOLATED SLABS OF THE CAT ASSOCIATIVE CORTEX (AREA 5)

Responses of the neuronally isolated cortex slab (area 5) neurons to intracortical stimulation (ICS) have been investigated intracellularly in acute experiments on unanesthetized cats. 73.4 % of neurons responded to ICS by primary IPSP, the latent periods of different IPSPs being 0.8-10 ms. Inhibited neurons were found in all cortical layers. Their distribution according to the slab depth, latent periods and IPSP duration depended on the distance between recording and stimulating electrodes. It was shown that in the associative cortex slab certain neuronal circuits were not inhibited under the given experimental conditions. Existence of such circuits was demonstrated also in the auditory cortex. It was assumed that these circuits can function as a relay providing transmission of integrated information to other cortical areas. The data indicate existence of general principles in the functioning of excitatory and inhibitory mechanisms in different areas of the neocortex.

State University, Odessa